AMEGHINIANA
Revista de la Asociación Paleontológica Argentina
Tomo III — Mayo de 1963 — Nro. 2

CONCEPTOS SOBRE EVOLUCIÓN DE LA VENACIÓN EN LAS FÍLICES LEPTOSPORANGIADAS SUPERIORES (1)

Por ELÍAS R. DE LA SOTA (2)

ABSTRACT: *Concepts on vein evolution in the higher Leptosporangiate Ferns.* — The concepts on the evolution of two important characters concerning the foliar architecture of the higher Leptosporangiate Ferns, mainly the series *Dipteridaceae - Cheiropleuriaceae - Polypodiaceae* and the family *Grammitidaceae,* are critically analyzed.

a) Branching of the fundamental vascular system in the lamina. It is accepted here, in a broad sense, the pinnate plan as originating from the dicotomic, following the known telomic processes; the functional or structural neotenia, the apical meristem traumas stable in their genetical basis, and the reorientation of the lamina axis, could have originated the few cases of dicotomic organization found in recent forms. Such dicotomies are not considered to be a retention of a primitive "psilophytoid" character; neither they are used as an argument to consider a monopodial plan as being more primitive than the dicotomic during the evolution of these groups.

b) Free and anastomosed venation. Although as a general rule the free venation is more primitive than the anastomosed, in the phyletic series *Dipteridaceae - Cheiropleuriaceae - Polypodiaceae* there are sufficient evidences to recognize an inversion of the process; this being probably the only case found in the higher Leptosporangiate Ferns. Some processes which apparently are correlated with foliar area, dimorphism and supply of the sori, as observed in *Microgramma* (*Polypodiaceae*), are mentioned as examples of simplification and reduction of the venation.

The nature of the venation in the *Grammitidaceae* is also briefly analyzed.

La presente comunicación tiene como finalidad actualizar y recapitular ciertos conceptos sobre evolución de la "arquitectura foliar" en las Fílices leptosporangiadas superiores.

Dentro del término "arquitectura foliar", en el sentido que lo usa Bower (1923), se incluye la ramificación básica del sistema vascular fundamental de la fronde, venación, expansión y división de la lámina, dimorfismo sexual y trófico, entre los más importantes.

A lo largo de esta exposición, se hará especial referencia a la ramificación del sistema vascular fundamental y a las características de la venación, con particular énfasis en la serie filética *Dipteridaceae - Cheiropleuriaceae - Polypodiaceae* y la familia *Grammitidaceae.*

En el estado actual de nuestros conocimientos, se hace necesario fijar y revisar críticamente lo que se denomina primitivo y evolucionado en los caracteres que determinan la arquitectura foliar de las Fílices leptosporangiadas superiores, o sea, en síntesis, tratar de establecer probables direcciones dentro de un aspecto del proceso evolutivo de estos grupos.

Estos conceptos influyen notablemente en la problemática evolutiva de

(1) Comunicación leída en la reunión de la Asociación Paleontológica Argentina, efectuada en diciembre de 1962, en la ciudad de Buenos Aires.

(2) División Plantas Vasculares. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. La Plata.

las Fílices superiores, y en el establecimiento de relaciones de parentesco en diferentes niveles sistemáticos, cuando no, usados como evidencias en los recientes sistemas de clasificación (Wagner, 1954).

Así, es frecuente que el carácter venación libre o anastomosada juegue un papel decisivo para establecer afinidades entre formas que responden aparentemente al mismo tipo, sin análisis previo, por ejemplo, para determinar si el carácter venación libre representa la retención de una estructura primitiva o el término de un proceso de reducción y simplificación.

A continuación, se analizarán los dos caracteres fundamentales dentro de la arquitectura foliar de estos grupos, a los que se hizo mención anteriormente.

I. — Ramificación del sistema vascular fundamental de la fronde

En la mayor parte de las Fílices aquí consideradas, de la serie *Dipteridaceae-Cheiropleuriaceae - Polypodiaceae*, el plan de ramificación de la lámina responde al tipo pinnado y excepcionalmente al tipo dicotómico.

Que el plan dicotómico ha dado origen al plan monopodial, mediante los procesos telómicos de "overtopping - straightening" (Fig. 1, A), es tal vez una evidencia evolutiva bien fundamentada, aunque hay quienes postulan una inversión conceptual del proceso (Wagner, 1952a, 1954).

Los argumentos básicos que apoyan el primer punto de vista, son los siguientes:

a) El registro paleontológico nos da la pauta de que las primeras plantas terrestres conocidas presentaban una ramificación de tipo dicotómico, y aunque áfilas, eso no deja de ser una argumentación valedera si se acepta el origen telómico para los macrofilos de las Fílices.

b) La ontogenia nos revela que muchas plantas en su fase juvenil presentan frondes con ramificación dicotómica en su sistema vascular fundamental, y aún más, en los estadios siguientes se pueden seguir paso a paso los procesos telómicos mencionados arriba.

c) Los traumas, que a menudo son causantes de la reaparición de un carácter primitivo (atavismo), ponen de manifiesto que cuando se localizan en el meristema apical de láminas organizadas pinnadamente, pueden producir dicotomías de diferente intensidad. Téngase presente que los meristemas apicales de las Pteridófitas son muy sensibles por su estructura (unicelulares). Generalmente estas dicotomías de origen traumático, carecen de estabilidad en el tiempo (efímeras), a menos que tengan base genética.

Esta dirección evolutiva expuesta y argumentada no implica que las pocas formas vivientes de Fílices superiores que presentan una organización básicamente dicotómica en la lámina, tal carácter deba ser considerado como la retención de una dicotomía de tipo "psilofitoide". Tal vez sea más correcto considerar estos casos como ejemplos de un nuevo tipo de dicotomía. Aun así, esto no da lugar a una inversión conceptual del proceso evolutivo.

Wagner (1952a, 1954), en su cuidadoso estudio de los diferentes tipos de dicotomías observados en los helechos vivientes, cita el caso especial de *Adiantum pedatum* (Fig. 1, B), cuya dicotomía regular y asimétrica, se origina a partir de una fronde monopodial, donde el eje medio es modificado y reorientado. Éste es tal vez uno de los pocos casos donde la ontogenia apoya la evidencia evolutiva enunciada por Wagner (1954).

En el estado actual del conocimiento,

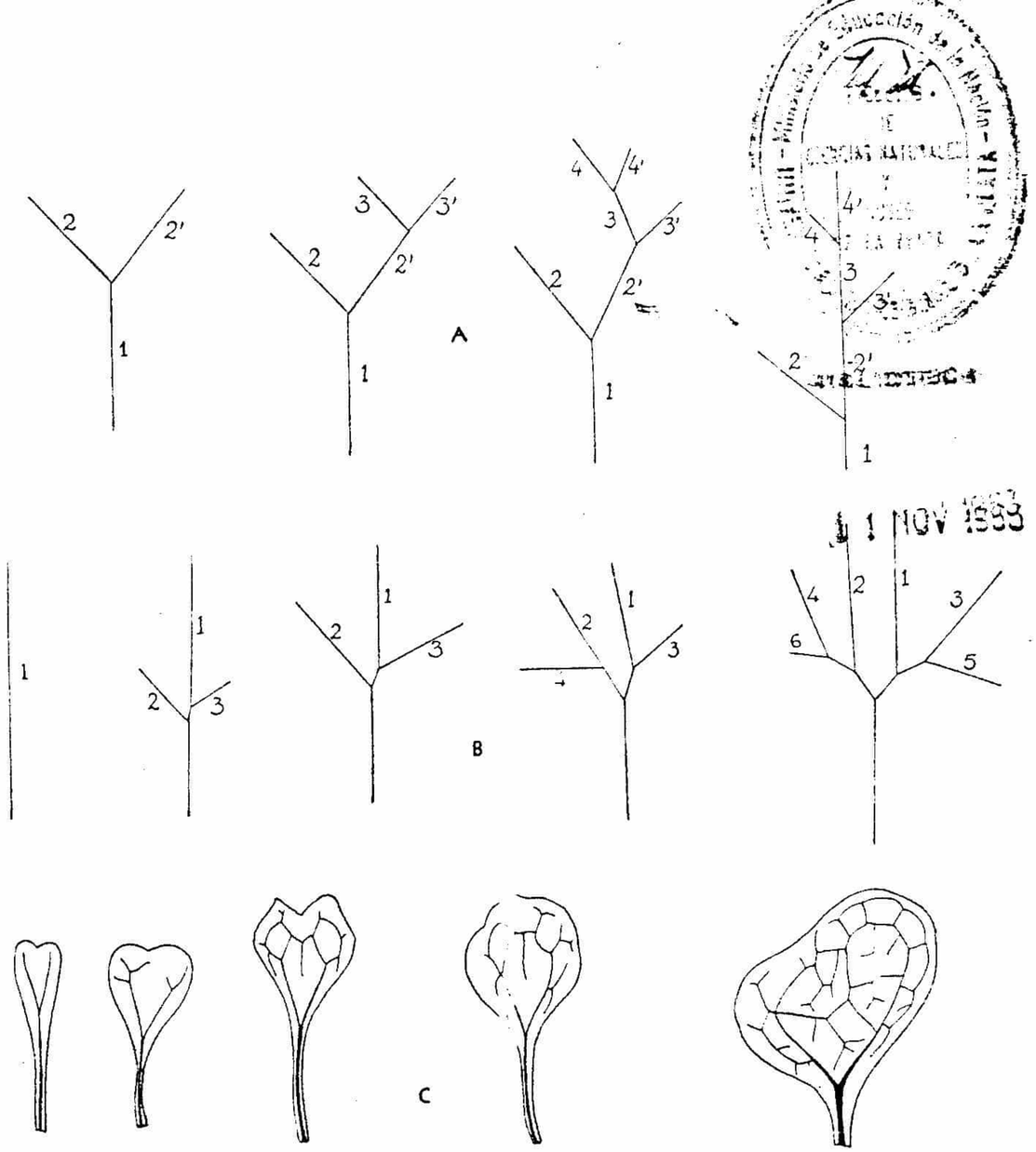

Figura 1

A, diversas etapas de los procesos de "overtopping-straightening"; B, ontogenia de la fronde de *Adiantum pedatum* (esquemático, adaptado de Wagner, 1952a); C, frondes juveniles de *Dipteris conjugata* (adaptado de Wagner, 1952a, y de Bower, 1923). En A y B, los números dan el orden de secuencia de aparición de las ramas. — E. de la Sota *del.*

las pocas formas vivientes de Fílices superiores que presentan un plan dicotómico en la lámina, podrían haberse originado de antecesores con plan pinnado, mediante alguno de los siguientes mecanismos probables:

a) Por modificación y reorientación del eje medio de la lámina (como en el caso de *Adiantum pedatum*).

b) Por una especialización precoz que inmoviliza una estructura primitiva existente en el estadio juvenil del desarrollo de la lámina. El término precoz se refiere tanto a la historia evolutiva del grupo como al desarrollo individual. Se trataría de un caso de "neotenia estructural", como sucedería en

las *Dipteridaceae* en sus líneas generales.

Dipteris conjugata presenta una lámina pedada, con un plan general que corresponde a un dicopodio helicoide ascendente o anadrómico (Bower, 1923) (Fig. 2, J) y una rica venación anastomosada, que podría ser considerada como una especialización precoz. Su ontogenia corrobora esta hipótesis. La anastomosis aparece muy prematuramente (Fig. 1, C) e imposibilitaría los procesos de "overtopping - straightening", fijando por su rigidez estructural el plan dicotómico juvenil.

En *Phlebodium aureum* (Fig. 2, I), cuyas formas foliares juveniles fueron estudiadas detalladamente por Wagner (1952b), las anastomosis, aunque prematuras, aparecen sobre un plan ya monopodial, después que los procesos telómicos fundamentales se han llevado a cabo a partir de un plan dicotómico original.

c) Por fijación de formas juveniles al aparecer precozmente los órganos reproductores. Esto es equiparable en líneas generales a lo expuesto en el punto anterior, y se trataría de un caso de "neotenia funcional".

d) Traumas en el meristema apical de la lámina, que producen dicotomías que son interpretadas como "atavismo" (Takhtajan, 1954). Generalmente son efímeras y consideradas como reversiones. En raras oportunidades son estables, con base genética, y consideradas como casos de "evolución progresiva" (Tryon, 1938).

Se puede objetar que estos procesos son demasiado elaborados y poco probables; pero como el número de formas actuales de Fílices leptosporangiadas superiores que exhiben un plan dicotómico básico en las láminas adultas, es mínimo, mecanismos de baja probabilidad por su complicación podrían explicarlo.

II. — Venación libre y anastomosada

Cuando Wagner (1954) habla de las evidencias usadas en los recientes sistemas de clasificación de las Fílices superiores, considera como norma que la venación libre es más primitiva que la anastomosada, citando como una excepción a *Polypodium vulgare*, que proviene de un stock tropical con venación anastomosada (formas "goniofleboides").

Pero parece que tal reversibilidad es más frecuente, llegando a ser una característica evolutiva de la serie filética *Dipteridaceae - Cheiropleuriaceae - Polypodiaceae*, como ya lo hizo notar Holttum (1947).

En esta serie, la anastomosis en la venación ha aparecido muy tempranamente. Tengase presente que en las *Dipteridaceae*, grupo considerado relictual y el más antiguo de la serie (Triásico superior), presentan una venación con anastomosis muy elaboradas.

Aunque ubicada esta familia en el principio de la serie, es poco probable que las *Dipteridaceae*, tal como se las conoce por los restos fósiles, sean los antecesores de las *Polypodiaceae*, tratándose de formas ya demasiado especializadas y de poca plasticidad evolutiva.

Parecería ser que en esta serie filética, el proceso evolutivo condujo a una simplificación en la venación, hecho que está correlacionado con una menor área foliar disponible y una alimentación menos elaborada del soro.

La asociación de estas características coincide plenamente con las que han servido de base para delimitar las subfamilias de *Polypodiaceae: Pleopeltioideae* y *Polypodioideae* (de la Sota, 1960).

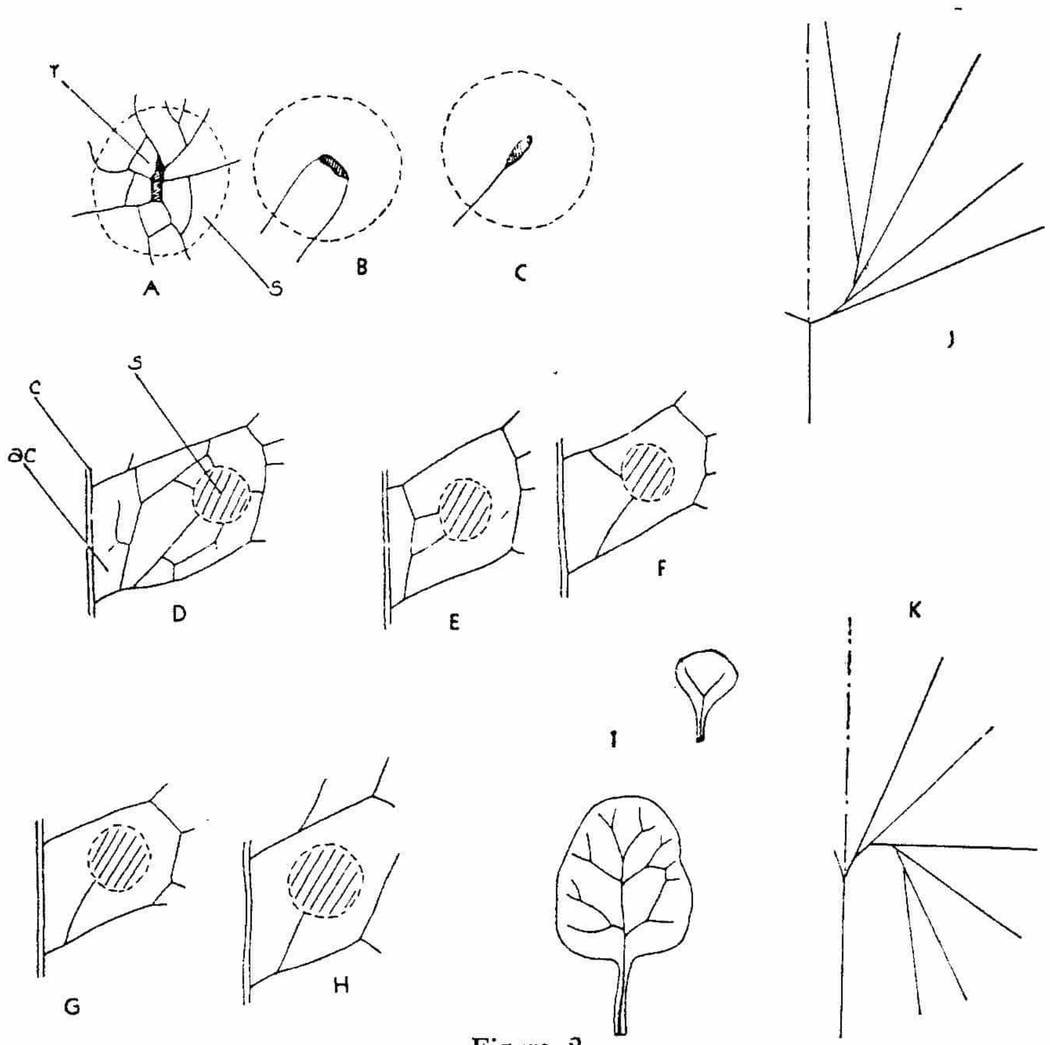

Figura 2

A, esquema de dictiosoro en *Microgramma* (en líneas de puntos, el área ocupada por el soro: s, soro; r, receptáculo); B, ídem de pleosoro en *Microgramma;* C, ídem de soro alimentado por una venilla en *Microgramma;* D-H, diversas etapas de reducción y simplificación de la venación en aréolas fértiles de especies de *Microgramma* (c, costa; ac, aréola costal; s, soro); I, frondes juveniles de *Phlebodium aureum;* J, esquema del plan de la fronde de *Dipteris;* K, ídem de *Matonia.* Todos originales. — E. de la Sota *del.*

En las *Polypodiaceae*, la dirección evolutiva, en lo que a arquitectura foliar se refiere, se podría sintetizar en el siguiente cuadro:

Formas primitivas	Formas modernas
Láminas enteras.	Láminas pinnatisectas.
Venación ricamente anastomosada, con aréola costal estéril.	Venación libre, o cuando anastomosada, con aréola costal fértil.
Soros alimentados por un plexo de venillas (dictiosoros) o dos venillas conniventes (pleosoros) (Fig. 2, A - B).	Soros siempre alimentados por una venilla (Fig. 2, C).

Dentro de la subfamilia *Polypodioideae* existen géneros (*Campyloneurum*, ciertas especies goniofleboides de *Polypodium*, etc.), que presentan muchas veces láminas no divididas y anastomosis, a menudo muy elaboradas, pero siempre los soros están alimentados por una venilla y las aréolas costales son fértiles, caracteres que permiten separarlos de las *Pleopeltioideae*. Es tal vez probable que estas formas con anastomosis dentro de las *Polypodioideae*, havan derivado de un stock con venación libre.

A pesar de que existen aún pocos datos para establecer las líneas generales del proceso evolutivo de la arquitectura foliar de las *Polypodiaceae*, hay algunas evidencias que permiten considerar a las formas con venación abierta como modernas y originadas de antecesores con venación anastomosada.

Un caso típico de reducción y simplificación en la venación se observa en las especies del género *Microgramma* (Fig. 2, D - H). Se puede establecer toda una serie comenzando con las que presentan venación más compleja, con presencia de aréola costal con venillas incluidas y soros alimentados por un plexo de venillas, hasta formas con venación notablemente simplificada (goniofleboide), sin aréola costal y con soros alimentados por una sola venilla, que considerándolas independientemente de la serie mencionada, podrían ubicarse en la subfamilia *Polypodioideae*.

La simplificación de la venación en *Microgramma*, corre paralela con la disminución del área foliar y el aumento del dimorfismo foliar sexual.

Las anastomosis que se observan en la familia *Grammitidaceae*, que he preferido mantener separada de la serie filética anterior, a pesar de su aparente estrecho parentesco con las *Polypodiaceae*, son diferentes de las ya descriptas.

En *Grammitidaceae*, cuando hay formación de aréolas, éstas no llevan venillas incluidas, y casi siempre las formas con venación anastomosada parecen haber derivado de formas básicas con venación abierta.

El comportamiento evolutivo y la naturaleza de la venación serían aquí diametralmente opuestos al observado en la serie *Dipteridaceae - Cheiropleuriaceae - Polypodiaceae*.

BIBLIOGRAFÍA

Bower, F. O., 1923. *The Ferns. I.* Cambridge, at the University Press.

Copeland, E. B., 1947. *Genera Filicum. The Genera of Ferns.* Massachusetts.

De la Sota, E. R., 1960. "*Polypodiaceae* y *Grammitidaceae* argentinas." *Opera Lilloana*, **5** : 229 págs., 38 figs., 4 mapas.

Hirmer, M., 1927. *Handbuch der Paläobotanik.* R. Oldenbourg. München und Berlin.

Holttum, R. E., 1947. "A revised classification of the Leptosporangiate Ferns." *Journ. Linn. Soc. London*, **35** : 123-158.

Stipanicic, P. N., y C. A. Menéndez, 1949. "Contribución al conocimiento de la flora fósil de Barreal (Provincia de San Juan). I. *Dipteridaceae*." *Bol. Inform. Petroleras*, Año XXVI, Nº **291** : 44-63, 4 figs., 10 lams.

Takhtajan, A. L., 1954. "A translation of *Essays on the evolutionary morphology of plants.*" Translated by O. H. Gankin. The Amer. Inst. Biol. Sci. Washington.

Tryon, R. M., 1938. "Forking in ferns." *Amer. Fern Journ.*, **28** : 31-39, t. 9-11.

Wagner, W. H., 1952a. "Types of foliar dichotomy in living ferns." *Amer. Journ. Bot.* **39** (8) : 578-592, 11 figs.

— 1952b. "Juvenile leaves of two Polypodies." *Amer. Fern. Journ.*, **42** (3) : 81-85.

— 1954. "The evidence used in recent classifications of the ferns." *8me. Congr. Inter. Bot. Rapp. et Comm. Sect.*, **4** : 9. Paris.

Zimmerman, W., 1952. "Main results of the *Telome theory.*" *The Palaeobotanist*, **1** : 456-470.